Vestnik zoologii, 37(**3**): 23–29, 2003

УДК 576.895.132

МОРФОЛОГИЯ НЕМАТОД СЕМЕЙСТВА SKRJABILLANIDAE (SPIRURIDA, CAMALLANINA)

С. Г. Соколов

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

Получено 27 мая 2002

Морфология нематод семейства Skrjabillanidae (Spirurida, Camallanina). Соколов С. Г. — Описано строение головного и хвостового концов тела и структура яйцемета у *Skrjabillanus tincae* Schigin et Schigina, 1958, *S. scardinii* Molnar, 1966 и *Molnaria intestinalis* (Dogiel et Bychowsky, 1934). Получены новые данные о строении копулятивной пластинки, описаны ранее неизвестные для Skrjabillanidae составные элементы клоаки (incrassatio cuticulae dextra et sinistra), проведено разделение зубов скрябиллянид на пищеводные зубы и онхи. Обсуждается вопрос о валидности рода *Agrachanus* Tichomirova, 1971. На основе оригинального анализа автор соглашается с А. Шабо (Chabaud, 1975) и Ф. Моравцем (Moravec, 1977) в отношении перевода *Agrachanus* в синоним рода *Skrjabillanus*.

Ключевые слова: нематоды, морфология, Spirurida, Skrjabillanidae, *Agrachanus*, *Skrjabillanus tincae*, *S. scardinii*, *Molnaria intestinalis*.

Morphology of the Family Skrjabillanidae (Spirurida, Camallanina). Sokolov S. G. — Data on the morphology of the cephalic end, caudal end and ovejector of *Skrjabillanus tincae* Schigin et Schigina, 1958, *S. scardinii* Molnar, 1966, and *Molnaria intestinalis* (Dogiel et Bychowsky, 1934) are provided. New data on the structure of cloak in these species are presented, and the 2 groups teeth are recognized in skrjabillanid nematodes: the oesophageal teeth and onchia. The validity of the genus *Agrachanus* Tichomirova, 1971 is discussed and its synonymy with *Skrjabillanus* is accepted.

Key words: nematodes, morphology, Spirurida, Skrjabillanidae, *Agrachanus, Skrjabillanus tincae, S. scardinii, Molnaria intestinalis.*

Введение

Семейство Skrjabillanidae Schigin et Schigina, 1958 — своеобразная группа круглых червей, не имеющая общепризнанного положения в системе Camallanina Chitwood, 1936. Разные авторы рассматривают его в составе надсемейства Anguillicoloidea Sobolev, Ivaschkin, Thichomirova et Khromova, 1971 (Ивашкин и др., 1971), Skrjabillanoidea Schigin et Schigina, 1958 (Тихомирова, 1975) или Dracunculoidea Stiles, 1907 (Шигин, Шигина, 1958; Chabaud, 1975; Moravec, 1994).

В настоящее время в состав рассматриваемого семейства входят 7 видов (Molnбr, Moravec, 1997; Moravec, 1994). Литературные данные о строении типовых видов 3 родов скрябиллянид — *Agrachanus scardinii* (Molnбr, 1966), *Molnaria intestinalis* (Dogiel et Bychowsky, 1934) и *Skrjabillanus tincae* Schigin et Schigina, 1958 — немногочисленны и противоречат друг другу (Висманис и др., 1987; Ивашкин и др., 1971; Тихомирова, 1971 б; Шигин, Шигина, 1958; Molnбr, 1966; Moravec, 1971, 1994 и др.). Это относится к сведениям о топологии головных сосочков, наличии или отсутствии головных придатков и зубов у нематод обоих полов, полового отверстия и ануса у половозрелых самок, а также к данным о склеротизированных элементах клоаки самцов. Поэтому первой задачей настоящего исследования была проверка данных предыдущих авторов о структуре головного и хвостового отделов тела, а также концевого участка половой системы самок *A. scardinii*, *M. intestinalis* и *S. tincae*. Из трех родов, чьи типовые виды изучены в настоящем исследовании, лишь два — *Skrjabillanus* Schigin et Schigina, 1958 и *Molnaria* Moravec, 1968 — рассматриваются всеми исследователями как валидные (Ивашкин и др., 1971, Тихомирова, 1980, Moravec, 1994 и др.). Монотипный род *Agrachanus* Tichomirova, 1971 в качестве систематически состоятельной единицы Skrjabillanidae признают только российские специалисты (Тихомирова, 1971 б, 1980, Висманис и др., 1987 и др.). Второй задачей публикации является обсуждение вопроса о валидности рода *Agrachanus*.

Материал и методы

Изучены *S. tincae* от линя *Tinca tinca* (Linnaeus., 1758) из озер Дрингис и Лаумякис (Литва), а также *A. scardinii* и *M. intestinalis* от красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus., 1758) из р. Волги (г. Нариманов Астраханской обл.) и оз. Дрингис. Нематоды от рыб Литвы собраны экспедицией ГЕЛАН СССР (ИНПА РАН) в 1977–1979 гг.

Материал исследовали методом световой фазово-контрастной и сканирующей электронной микроскопии. Всего изучено 22 самца и 19 самок *A. scardinii*, 7 самцов и 22 самки *M. intestinalis,* 15 самцов и 17 самок *S. tincae* (все половозрелые).

При описании зубовидных структур скрябиллянид использованы термины В. М. Ивашкиной и соавторов (1971) и А. А. Парамонова (1962). Составные части яйцемета названы по номенклатуре Л. Сера (Seurat, 1912).

Результаты

По нашим данным, головной конец у *A. scardinii* и *S. tincae* закруглен. Какие-либо крупные, хорошо обособленные придатки на нем отсутствуют (рис. 1, *2*). Головной конец у *M. intestinali* спереди слегка уплощен и снабжен 4 массивными выступами, лежащими субмедиально и направленными вперед (рис. 3).

У *A. scardinii* и *M. intestinali* имеется 8 головных сосочков, расположенных в 2 круга, по четыре субмедиальных сосочка в каждом. Амфиды лежат между двумя кругами сосочков (рис. 1, 3). Достоверных сведений о наличии головных папилл у *S. tincae* получить не удалось. Выявлены только 2 сосочковидных образования. Они расположены преамфидиально, вблизи от медиальной линии, разделяющей тело нематоды на брюшную и спинную части (рис. 2). У разных особей *S. tincae* эти структуры отмечены либо на дорсальной, либо на вентральной сторонах.

Все изученные нами виды имеют ясно выраженную ротовую капсулу со склеротизированными стенками. У *A. scardinii* три сектора пищевода выступают в ротовую полость, их торчащие вперед поверхности склеротизированы и трансформированы в пищеводные зубы. Помимо них имеется 3 онха, представляющих собой выросты донной части ротовой капсулы. Они расположены по краю

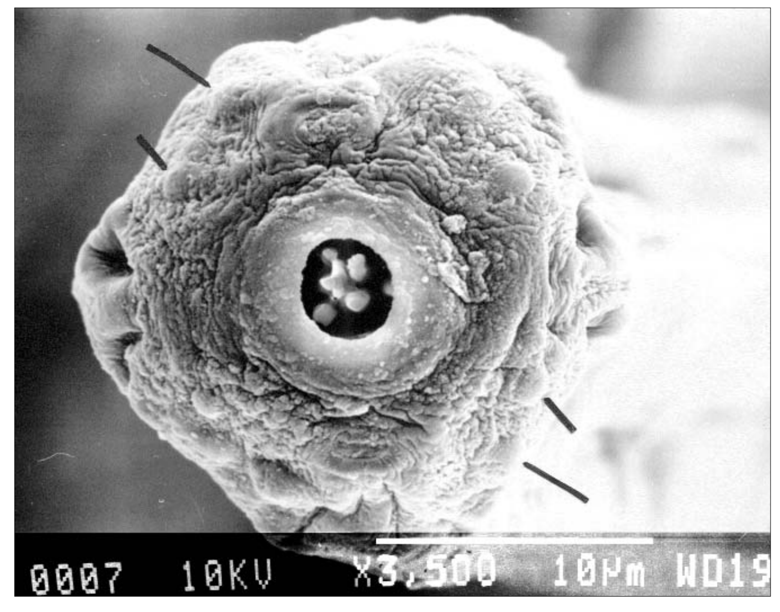


Рис. 1. Головной конец тела *Agrachanus scardinii*: длинные стрелки — головные сосочки наружного круга; короткие стрелки — головные сосочки внутреннего круга.

Fig. 1. Cephalic end of *Agrachanus scardinii.*

отверстия, соединяющего просвет пищевода с полостью стомы (рис. 4). У *M. intestinalis* присутствуют только три небольших хитиноидных пищеводных зуба. (рис. 3). Начальный отдел пищеварительной системы *S. tincae* лишен хитиноидных зубовидных придатков (рис. 2). Заметим, что у некоторых самцов скрябиллянуса при световом микроскопировании нами выявлены некие зубоподобные образования, находящиеся на дне ротовой капсулы. Однако рассмотрение тех же экземпляров под электронным микроскопом показало, что это несклеротизированные участки пищевода, выдвинутые в сторону ротового отверстия. У некото-

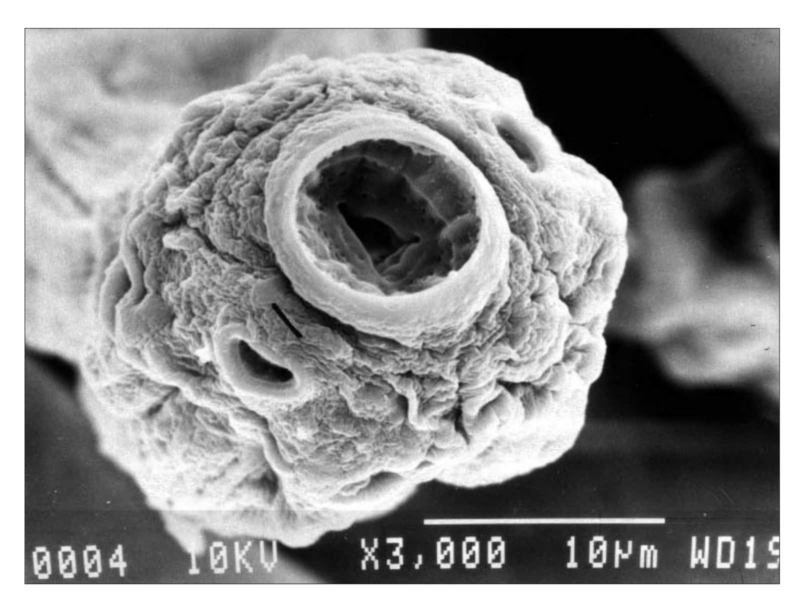
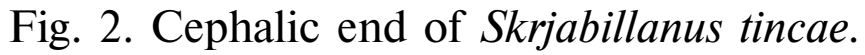


Рис. 2. Головной конец тела *Skrjabillanus tincae:* стрелки — сосочковидные образования.


Fig. 2. Cephalic end of *Skrjabillanus tincae.*

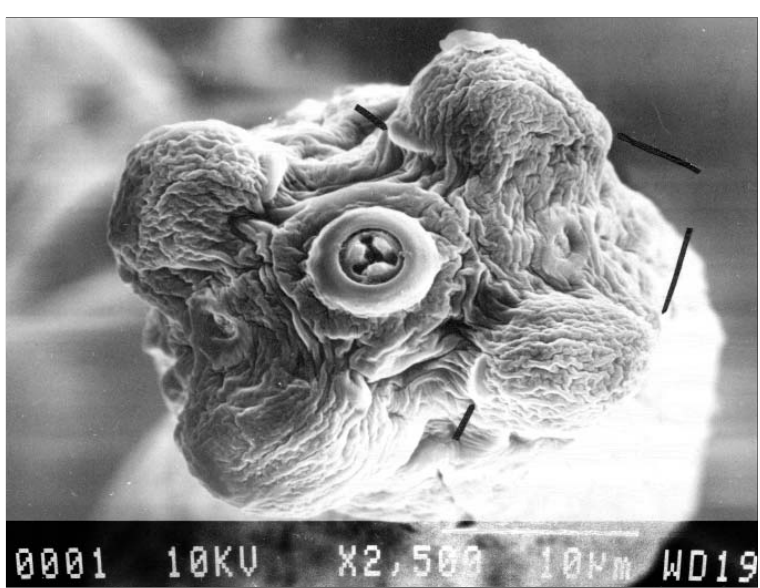


Рис. 3. Головной конец тела *Molnaria intestinalis* (обозначения такие же, как на рис. 1).

Fig. 3. Cephalic end of *Molnaria intestinalis.*

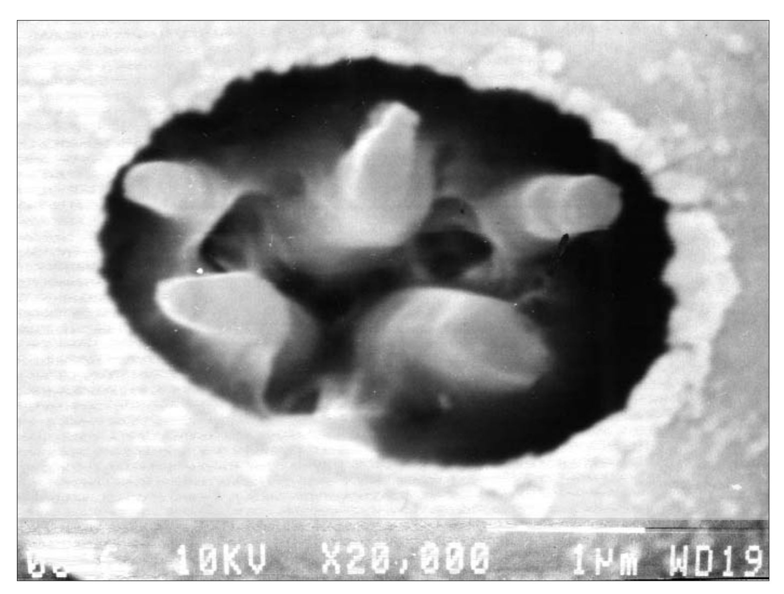


Рис. 4. Пищеводные зубы и онхи *Agrachanus scardinii*: стрелки — онхи.

Fig. 4. Oesophageal tooths and onchi of *Agrachanus scardinii*.

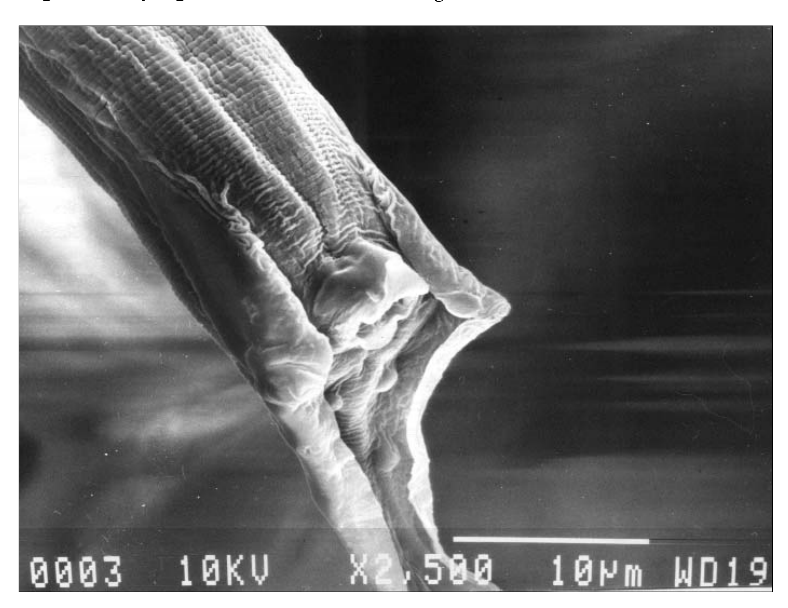


Рис. 5. Хвостовой конец тела самца *Molnaria intestinalis*.

Fig. 5. Caudal end of the male *Molnaria intestinalis*.

рых самок *S. tincae* стенка ротовой капсулы имеет небольшое утолщение, опоясывающее капсулу и выступающее в ротовую полость (рис. 2).

Задний конец тела самцов *A. scardinii*, *M. intestinalis* и *S. tincae* преобразован в хвостовую бурсу (рис. 5), снабженную пятью парами постклоакальных бурсальных паппил. Спикулы и рулек у исследованных нематод отсутствуют. Имеется склеротизированная копулятивная пластинка (термин Moravec, 1977) — lamina copulativa, лежащая на брюшной стороне клоаки. В копулятивной пластинке мы выделяем тело (corpus), скрытое внутри клоаки, и выступающий наружу, примыкающий почти под прямым углом к телу — язычок (lingula) (рис. 6). Тело

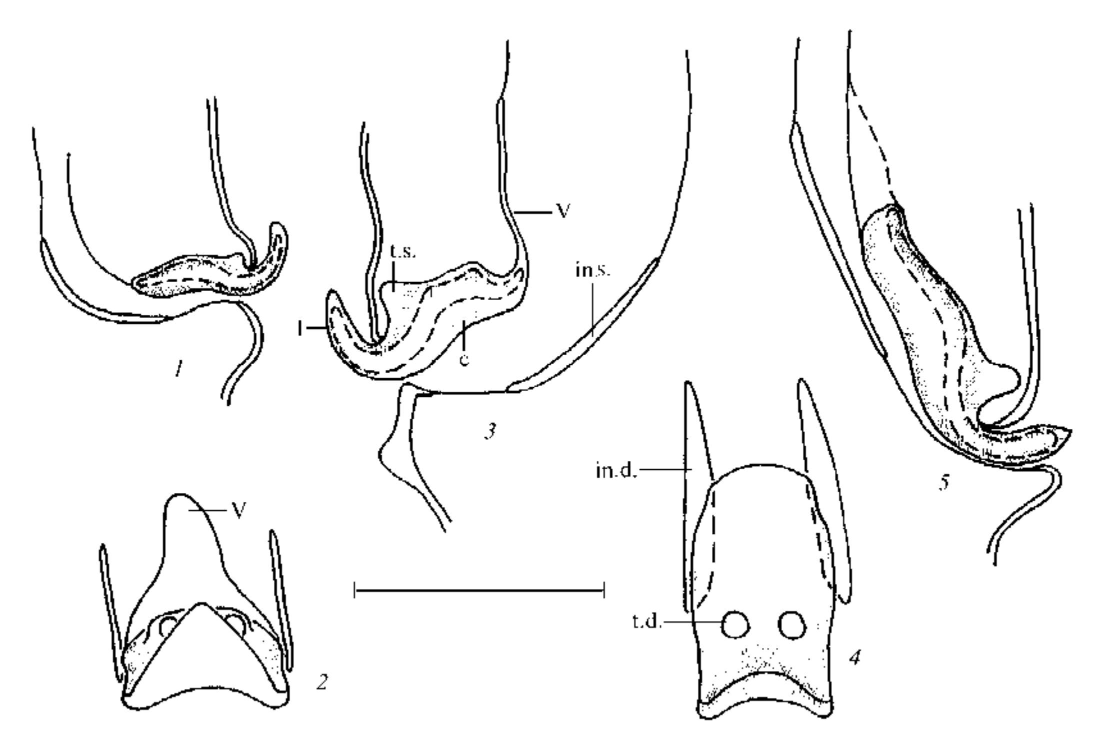


Рис. 6. Склеротизированные элементы клоаки: *1* — у *Agrachanus scardinii*, вид сбоку; *2* — у *Molnaria intestinalis*, вид спереди; *3* — у *M. intestinalis*, вид сбоку; *4* — у *Skrjabillanus tincae*, вид сверху; *5* — у *S. tincae*, вид сбоку (с — corpus; l — lingula; in.d. — incrassatio parietis dorsalis dextra; in.s. — incrassatio parietis dorsalis sinistra; t.d. — tuber dextrum; t.s. — tuber sinistrum; v — velum). Масштабная линейка 0,01 мм.

Fig. 6. Sclerotized elements of cloaca. Scale bar 0.01 mm.

пластинки несет два конических выступа — tuber dextrum и tuber sinistrum. Копулятивная пластинка у *M. intestinalis* содержит еще один элемент — velum (рис. 6, *2, 3*). Это тонкая едва заметная склеротизированная пластинка, отходящая от *тела* в направлении переднего конца нематоды. У самцов *A. scardinii* и *S. tincae* данная структура не обнаружена. В левой и правой частях клоаки нематод всех 3 исследованных видов дорсально (либо дорсально и несколько каудально) по отношению к lamina copulativa располагаются по одному склеротизированному пластинковидному образованию (всего их 2). Данные элементы размещены на поверхности стенки клоаки (рис. 6). Судя по положению, они являются склеротизированными утолщениями кутикулы спинной стенки клоаки. Для них мы предлагаем название incrassatio cuticulae dextra et sinistra (утолщение кутикулы правое и левое). Длина копулятивной пластинки, мкм: *A. scardinii* — 6—7, *M. intestinalis* — 9 (длина velum — 6—7), *S. tincae* — 12. Длина обоих incrassatio cuticulae, мкм: *A. scardinii* — 6—7, *M. intestinalis* — 6—8, *S. tincae* — 10.

Хвостовой конец тела самок *S. tincae* несет анальный бугор (рис. 7). Женские особи *A. scardinii* и *M. intestinalis* лишены подобного образования. Анальное отверстие у самок всех трех исследованных видов облитерировано, но при этом ректум четко выражен и у некоторых экземпляров имеет весьма широкий просвет.

Концевой отдел выводных путей половой системы самок скрябиллянид представлен яйцеметом (рис. 7). Данный орган у всех 3 изученных видов построен весьма сходно. В нем можно выделить трубку (trompe), сфинктер (sphincter) и преддверие (vestibule), открывающееся наружу округлым отверстием.

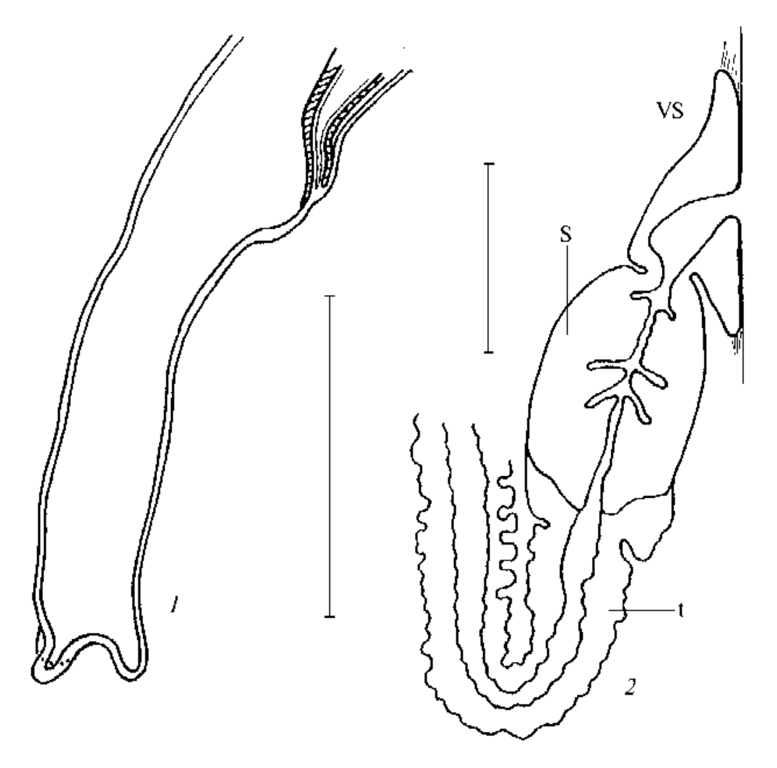


Рис. 7. Самка *Skrjabillanus tincae*: *1* — хвостовой конец тела; *2* — яйцемет (s — сфинктер; t — трубка; vs — преддверие). Масштабная линейка 0,03 мм.

Fig. 7. Female of *Skrjabillanus tincae*. Scale bar 0.03 mm.

Обсуждение

Приведенные сведения подтверждают ряд данных других авторов о строении рассмотренных паразитов, в частности о наличии зубовидных образований у *A. scardinii* и *M. intestinalis* и необлитерированной вульвы у всех изученных нами скрябиллянид (Тихомирова, 1971 а и др.), об отсутствии головных придатков у *A. scardinii* и *S. tincae*, а также анального отверстия у половозрелых самок данных видов и *M. intestinalis* (Moravec, 1994; Moravec, Kшe, 1987 и др.). Подтверждены данные, впервые полученные А. А. Шигиным, Н. Г. Шигиной (1958) и В. А. Тихомировой (1971), об отсутствии у *A. scardinii*, *M. intestinalis* и *S. tincae* спикул и рулька и наличии особого полового органа, названного Ф. Моравцем копулятивной пластинкой. В то же время, нами собраны новые сведения о строении копулятивной пластинки, описаны ранее не известные для скрябиллянид составные элементы клоаки (incrassatio cuticulae dextra et sinistra), проведено разделение зубовидных придатков на пищеводные зубы и онхи.

Проблема самобытности рода *Agrachanus* и неразрывно связанный с ней вопрос о родовой принадлежности *A. scardinii* не раз обсуждались в литературе. *A. scardinii* при первоописании помещен К. Мольняром (Molnбr, 1966) в род *Skrjabillanus*. Ф. Моравец (Moravec, 1968), ревизовавший *Skrjabillanus*, оставил *S. scardinii* в составе данной группы. В. А. Тихомирова (1971 б) выделила этот вид в монотипный род *Agrachanus*. В основу родового деления *Skrjabillanus* sensu Moravec, 1968 на *Agrachanus* и *Skrjabillanus* ex parte она положила признак строения ротовой капсулы — наличие или отсутствие 6 зубов. С валидностью рода *Agrachanus* не согласился А. Шабо (Chabaud, 1975), который без соответствующей аргументации свел его в синоним рода *Skrjabillanus*. Ф. Моравец (Moravec, 1977) считает, что по наличию или отсутствию зубов роды *Agrachanus* и *Skrjabillanus* ex

parte не обособлены друг от друга, поскольку в принципе эти образования характерны для нематод обеих групп. По сведениям этого автора, едва заметные зубы часто имеются и в ротовой капсуле *Skrjabillanus. tincae* — типового вида рода. На этом основании Ф. Моравец поддерживает мнение А. Шабо о невалидности типового вида последнего рода родового названия *Agrachanus*.

По нашим данным, зубовидные образования у *S. tincae* отсутствуют. У отдельных экземпляров этого вида стенка ротовой капсулы имеет лишь небольшое, опоясывающее капсулу, утолщение (см. выше). По-видимому, именно это образование, увиденное на оптическом срезе головного конца скрябиллянуса, Ф. Моравец (Moravec, 1977) счел за зубовидные придатки стомы *S. tincae*. В свете рассмотренных данных, единственный аргумент, привлекаемый Ф. Моравцем в доказательство необходимости объединения *Agrachanus* и *Skrjabillanus* ex parte, является несостоятельным. Таким образом, распространенная в зарубежной литературе (Chabaud, 1975; Moravec, 1977, 1994; Molnбr, Moravec, 1997 и др.) точка зрения на *Agrachanus* как синоним *Skrjabillanus* не имеет должного обоснования. Согласно К. Мольняру и Ф. Моравцу (Molnбr, Moravec, 1997), ротовая капсула *S. cyprini* снабжена одним крупным коническим зубом. Судя по расположению, данное образование, по-видимому, представляет собой пищеводный зуб либо комплекс из 3 плотно сомкнутых пищеводных зубов. Однако не исключено, что отмеченная структура является онхом — гомологом онхов аграхануса. Так или иначе, но *S. cyprini* демонстрирует иное (по сравнению с *A. scardinii*) состояние признака «наличие зубовидных структур». Оно «сглаживает» различие, существующее между родами *Skrjabillanus* и *Agrachanus*. По нашему мнению, *Agrachanus* должен рассматриваться как субъективный синоним *Skrjabillanus*.

Автор благодарит Б. Е. Казакова и Д. Г. Цейтлина за предоставление материала по скрябиллянидам от рыб Литвы.

Висманис К. О., Ломакин В. В., Ройтман В. А. и др. Класс Нематоды // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. — Л. : Наука, 1987. — С. 199—310.

Ивашкин В. М, Соболев А. А., Хромова Л. А. Камаллянаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. — М. : Наука, 1971. — 386 с.

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. Т. 1. — М. : Изд-во АН СССР, 1962. — 478 с.

Тихомирова В. А. К морфологии нематод сем. Skrjabillanidae Schigin et Schigina, 1958 // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. — 1971 а. — **89**. — С. 140—145.

Тихомирова В. А. К обоснованию нового рода нематод Agrachanus nov. gen. (Camallanata, Skrjabillanidae) // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. — 1971 б. — **89**. — С. 137—140.

Тихомирова В. А. К обоснованию нового надсемейства нематод Skrjabillanoidea superfam. nov. (Camallanata Chitwood, 1936) // Вопр. экологии животных. — 1975. — Вып. 2. — С. 114—117.

Тихомирова В. А. О нематодах семейства Skrjabillanidae (Nematoda: Camallanata) // Паразитология. — 1980. — **14**, вып. 3. — С. 258—262.

Шигин А. А., Шигина Н. Г. Новый паразит линя — Skrjabillanus tincae nov. gen., nov. sp. (Nematoda: Camallanata) // Работы по гельминтологии к 80-летию К. И. Скрябина. — М. : Изд-во АН СССР, 1958. — С. 395—399.

Chabaud A. Keys to genera of the order Spirurida. 1. Camallanoidea, Dracunculoidea, Gnathostomatoidea Physalopteroidea, Rictularoidea and Thelazioidea. CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates N 3. — Agricilt. Bureaux, Farnham Royal, Bucks, 1975. — 27 p.

Molnбr K. On some little-known and new species of the genera Philometra and Skrjabillanus from fishes in Hyngary // Acta Vet. Acad. Scient. Hungaricae. — 1966. — **16**. — P. 143—157.

Molnбr K., Moravec F. Skrjabillanus cyprini n. sp. (Nematoda: Dracunculoidea) from the scales of common carp Cyprinus carpio (Pisces) from Hungary // System. Parasitol. — 1997. — **38**. — P. 147—151.

Moravec F. A new nematode genus, Molnaria gen. n. (Nematoda: Skrjabillanidae) // Folia Parasitol. — 1968. — **15**. — 322 p.

Moravec F. Nematodes of fishes in Czechoslovakia. — Praha : Academia, 1971. — 49 p.

Moravec F. A new nematode parasite, Esocinema bohemicum gen. et sp. nov. (Skrjabillanidae) of the european pike // Folia Parasitol. — 1977. — **24**. — P. 86—90.

Moravec F. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. — Praha : Academia, 1994. — 474 p.

Seurat L. Sur la morphologie de lovijecteur de quelques nmatodes // Compt. Rend. Soc. Biol. — 1912. — **72**. — P. 778—781.